云　南　植　物　研　究　2007，29 (2)：215～222
Acta Botanica Yunnanica

脱落酸在植物花发育过程中的作用

徐平珍[1,2]，刘　涛[1,2]，杨　莹[1,2]，胡运乾[1*]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明　650204；
2 中国科学院研究生院，北京　100039)

摘要：植物激素脱落酸（ABA）对植物的生长发育具有多方面的调节作用，比如种子休眠、萌发，营养生长，环境胁迫反应等。大量研究显示，ABA 也参与了植物的成花调控。影响植物成花调控的环境因子，包括光周期变化、春化作用、干旱等均会导致植物体内 ABA 代谢的变化。本文从调控植物开花的 4 条主要途径与植物体内 ABA 代谢变化之间的相互关系，花芽分化时期 ABA 在植物叶芽和花芽中的动态分布以及离体培养条件下 ABA 对花芽分化的影响等方面总结了 ABA 与植物花发育这一领域的最新研究进展。对 ABA 在植物成花诱导和花发育中的作用进行了综合分析。
关键词：ABA；赤霉素途径；光周期途径；春化途径；自主途径；花芽分化
中图分类号：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253 - 2700 (2007) 02 - 215 - 08

The Role of Abscisic Acid in Plant Flowering

XU Ping-Zhen[1,2], LIU Tao[1,2], YANG Ying[1,2], HU Yun-Qian[1*]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China; 2 *Graduated University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100039, China)

Abstract: As a phytohormone, abscisic acid (ABA) regulates many aspects of plant growth and development, such as seed dormancy, germination, vegetative growth, and environment stresses. Evidence show that ABA involves in the control of flowering. The environmental factors involved in flowering induction, such as photoperiod changes, vernalization, and drought, affect ABA levels. Summarized here are the recent progresses on understanding the correlation between the four major pathways of flower induction and the ABA changes, on the ABA distribution in leaf buds and flower buds during bud differentiation, and on the ABA effect on bud differentiation during the tissue culture. The role of ABA in flower induction and development is discussed.
Key words: ABA; GA pathway; Photoperiod pathway; Vernalization pathway; Autonomous pathway; Inflorescence bud differentiation

植物开花是植物生活史中一个重要的过程，它既涉及到细胞的分裂与分化，又涉及到组织和器官的形成；它既受环境因子的影响，又受自身生理信号的调控，是一系列基因表达综合作用的结果（刘良式，2002）。为了能够在合适的时节繁殖，植物根据从自身以及外界环境中得到的信号，如激素、日长、光质和温度等来调节内在的发育时间和速度。很多途径都参与了植物开花的调控，有些起促进作用，有些则起抑制作用。基于对拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）开花调控的遗传分析，目前认为调控植物开花有 4 条主要途径：光周期途径、春化途径、自主途径和赤霉素（GA）途径（Simpson and Dean，2002）。随着生物技术、分子生物学、分子遗传学的发展以及众

* 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：yqhu@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2006 - 06 - 20，2006 - 12 - 18 接受发表
作者简介：徐平珍（1982 - ）女，硕士研究生，主要从事植物分子生物学研究。

多科学家的努力，与这4条途径相关的一些基因被相继鉴定并克隆。

作为五大植物内源激素之一，脱落酸（ABA）普遍存在于高等植物、藻类和一些真菌中（Zeevaart，1999）。自1963年Addicott等首次从未成熟的棉桃中分离到ABA之后，关于ABA的生物合成代谢途径、体内运输途径和相关的生理功能等得到了广泛深入的研究（Frey等，1999；Hasegawa等，2000；Sharp等，2000；Taylor等，2000；Finkelstein等，2002；Xiong and Zhu，2003；Jiang and Zhang，2004）。已有很多实验证明ABA在植物的生长发育和抵抗外界环境胁迫时起着重要作用。如在植物种子萌发、胚胎发育和果实成熟的过程中，ABA的含量都会发生一定的变化（Chernys and Zeevaart，2000），改变环境温度、盐、干旱、冷等环境条件及除草剂等都能影响ABA在植物体内的水平（Grossmann等，1996；Finkelstein等，2002；Xiong and Zhu，2003）。虽然已有不少综述对ABA在植物中的生理功能进行过详细的评述，但多是针对ABA在胁迫条件下的功能及其作用机制，尤其是在干旱条件下（Qin and Zeevaart，1999；2002）。到目前为止已有不少研究者对ABA在植物花发育过程中的作用展开了直接或间接的研究，结果显示，ABA在植物的成花诱导、花芽分化及开花调控中也起着非常重要的作用。ABA可能对植物的成花有诱导作用，同时对花器官的发育有抑制作用（Tanimoto等，1985；王光远等，1995；Koshita等，1999；Su等，2002；Wang等，2002）。我们在研究板栗的异常开花行为时也观察到内源ABA的含量变化与开花行为之间有很好的相互对应关系（Liu等，2006）。结合调控植物开花的四条主要途径与植物体内ABA代谢变化之间的相互关系，花芽分化时期ABA在植物叶芽和花芽中的动态分布以及离体培养条件下ABA对花芽分化的影响，本文总结了ABA与植物花发育这一领域的最新研究进展，对ABA在植物成花诱导和花发育中的作用进行了综合分析。

1 ABA与成花诱导

1.1 ABA与光周期变化

当植物经历不同的光周期变化（短日照或长日照），可诱导植物提前或延迟开花这种现象被称作植物开花的光周期调节。依据植物的开花行为对光周期的反应可分为长日植物、短日植物、日中性植物、中日性植物、长短日植物和短长日植物。光周期被认为是调控植物开花的4个主要途径之一（Simpson and Dean，2002）。

光周期的变化会引起植物体内ABA积累的改变（Zeevaart，1971；Chen and Chen，1988；Rinne等，1994；Nan等，2002；Markarov，2002）。早在1971年Zeevaart（1971）就发现当菠菜（*Spinacia oleacea*）从短日照移置长日照环境下，植物体内ABA的含量会增加2～3倍，并且不论在短日照还是在长日照条件下，高强度光照末期的ABA水平比开始时高。白桦树（*Betula pubescens* Ehrh）经短日照处理后，叶和芽中的ABA水平增加（Rinne等，1994）。24 h持续光照的小麦（*Triticum aestivum* L.）叶中ABA水平显著高于18 h或21 h光照的小麦叶中ABA含量（Nan等，2002）。长日照植物无茎薯（*Solanum acaule*）和乌鲁薯（*Ullucus tuberosus*）在短日照环境下，其ABA含量显著增加（Markarov，2002）。

光周期诱导植物成花主要是通过控制植物叶片接受光照的时间长短来实现，光敏色素（phytochrome）是植物接受光周期反应的感受器之一，因而光周期诱导植物开花与光敏色素有着密切的联系。光敏色素广泛存在于高等植物、蕨类、苔藓、甚至一些藻类细胞中，主要负责对红光和远红光信号的接收，参与众多光形态建成反应（刘良式，2002）。在植物光形态建成与内源激素关系的一些试验中，表明ABA与光周期中诱导植物成花的重要成分光敏色素之间存在一定联系。根据红光和远红光处理过的五彩苏（*Coleus scutellarioides*）茎段的ABA含量测定结果，全茎段及茎的下半段（发根端）ABA含量均为远红光处理的高于红光和黑暗处理的，红光处理的ABA含量最少，ABA可能参与了红光、远红光对根形态建成的调节效应，而ABA含量又受红光、远红光调节（赵淑英等，1993）。

光敏色素缺陷的烟草突变体（*phytochrome-deficient*，*pew*1）相对于野生型积累更多的ABA，使其具有更长的休眠期和更强的抗旱性，这说明光敏色素对ABA水平具有负调节作用。为了确

定光敏色素是调节 ABA 的合成还是降解，Kraepiel 等（1994）采用了光敏色素和 ABA 合成缺陷的双突变体（*Pew*1 *Npaba*1）进行深入研究。在 *Npaba*1 突变体中有很多 trans-ABA-1-alcohol-glucoside 积累，这是由于 ABA-醛（ABA-aldehyde）的氧化反应受阻，导致 trans-ABA-1-alcohol 含量的增加所致。如果 *Pew*1 突变不阻抑 ABA 的早期合成步骤，那么在双突变体中将有更多的 trans-ABA-1-alcohol-glucoside 积累，但事实上这一现象没有观察到。*Pew*1 *Npaba*1 双突变体由于 ABA 合成的缺陷而没有休眠，并且比 *Npaba*1 单突变体具有更少的 trans-ABA-1-alcohol-glucoside，这些结果都表明光敏色素是调节 ABA 的降解而不是合成（Kraepiel 等，1994）。番茄（*Lycopersicon esculentum*）的光周期突变体（*photoperiod mutant*）中 ABA 大量积累也支持了光敏色素调控 ABA 代谢的观点（Fellner 等，2001）。Welling 等（2002）研究发现光敏色素 A 在光周期调节 ABA 水平中起作用。

1.2　ABA 与春化作用

大多数冬性一年生或二年生植物在其种子萌动期或营养生长初期必须经过一定时期的低温处理（通常为 4℃，2～8 周）才能开花。这一低温处理一定时期而促进植物开花的作用称为春化作用（种康等，1999）。许多一年生和多年生植物都有对春化作用的需求，春化作用使得这些植物不在深秋或冬天这样不利的环境下开花，而在次年春天开花。关于春化作用与春化作用的分子机制已有许多相关的研究报道和综述发表（Sung and Amasino，2004；Amasino，2005；赵仲华等，2006），但对于 ABA 与春化作用的相关作用还存在有较大的分歧。

对 ABA 不敏感（*abi*1，*abi*4，*abi*5）或 ABA 合成缺陷（*aba*1，*aba*2，*aba*3）的冬性拟南芥突变体对春化作用的反应与对照相比并没有明显差别。通过干旱胁迫或直接施加来增加 ABA 水平并不足以代替植物开花对春化作用的需求（Liu 等，2002）。这说明 ABA 对植物开花的影响与春化途径无关，它们之间没有联系。Chandler 等（2000）在研究中发现 *abi*1-1 和 *abi*2-1 的突变对 *fca*-1 突变株的春化反应没有影响，这支持了 ABA 在春化作用过程中不起重要作用的观点。但 Razem 等（2006）的研究否定了这一观点，认为 ABA 处理导致植物晚开花是因为 ABA 影响了 FCA 的活性，由此相对增强了开花抑制因子（floral repressor）*FLOWERING LOCUS C*（*FLC*）的表达，而 *FLC* 是春化作用诱导植物开花的主要调节子（central regulator）（Sheldon 等，2000）。由此推测 ABA 能够影响春化途径对植物开花的诱导作用。Chandler 之所以认为 ABA 在春化途径中不起重要作用，是由于他们的研究都在 FCA 突变株的遗传背景下，而 FCA 恰好是 ABA 的一个受体。另外 *aba*1，*aba*2 和 *aba*3 突变体并没有完全抑制 ABA 的合成，只是内源 ABA 水平降低至野生型植株非干旱胁迫时的 2%或干旱胁迫时的 14%（Leon-Kloosterziel 等，1996）。因此也有可能在春化过程中低水平的内源 ABA 就足以促进植物开花。虽然 *abi*1，*abi*4 和 *abi*5 突变体的春化反应没有变化，但也不足以证明 ABA 在春化过程中不起作用。可能春化作用涉及到 ABA 信号传导中的其他成分，而这些成分目前还没有找到。

因此关于 ABA 在春化作用过程中的作用，现在还不能下定论。更多关于春化作用和 ABA 信号途径的基因的发现将会推进这项研究的进一步发展。

1.3　ABA 与自主途径

FCA 是自主途径的组成成分之一（Simpson，2004），FCA 蛋白是一个植物专一的核 RNA 结合蛋白，含有两个 RNA 结合区和一个 WW 蛋白作用区（Macknight 等，1997）。WW 蛋白作用区是 FCA 功能行使必需的，而 FY 是这个作用区的蛋白伴侣（protein partner）（Simpson 等，2003；Simpson，2004）。*FCA* 的表达通过 FCA pre-mRNA 内的不同多腺化位点进行自我调控，*FCA* 与 *FY* 相互作用是启动子相似多腺化位点（promoter-proximal polyadenylation site）的高效选择必需的，也是调控开花抑制因子 *FLC* 所必需的（Simpson 等，2003）。Razem 等（2006）研究中发现 FCA 与 ABA 有很高的亲和力，并且 FCA 与 ABA 的结合是立体专一的，也符合受体动力学关系，因此他们认为 FCA 是 ABA 的受体。为了证明外施 ABA 延迟植物开花是由于 ABA 干扰了 FCA 功能行使，而不是 ABA 的其他效应引起的。他们将

fca-1和*fy*-1突变体进行ABA处理，结果发现并没有延迟植物开花。这说明FCA和ABA相互作用影响了自主途径中的下游事件，最终影响了植物从营养生长阶段向繁殖生长阶段转换的能力。ABA涉及到植物的很多生理过程，比如种子萌发、气孔运动、根发育等，但FCA不是种子萌发和气孔关闭所必须的，可能在ABA抑制侧根形成中起作用。将*abi*-2突变株进行ABA处理，结果发现*FCAβ*与*FCAα*比率的变化与野生型植物经ABA处理后相同，这说明FCA与ABI蛋白参与ABA信号途径中的不同反应，也暗示了ABA具有多个受体以及其信号途径的复杂性。

1.4 ABA与GA途径

很多研究表明ABA与GA在许多生理过程中是相互拮抗的，如GA在调节谷类种子萌发过程中淀粉的转移（Lovegrove and Hooley，2000）和糊粉层细胞的程序性死亡（Fath等，2000）过程中起促进作用，而ABA则起负调控作用。在调控大麦（*Hordeum vulgare* L.）糊粉层质体细胞质钙水平时，GA通过增加钙离子的内流来提高钙离子水平，而ABA能够逆转GA的作用（Gilroy and Jones，1992）。花分生组织特征基因*LEAFY*（*LFY*）是调控拟南芥植物从营养生长向繁殖生长转换的关键基因（Weigel等，1992；Weigel and Nilsson，1995；Blázquez等，1997）。GA能够增强*LFY*基因的表达，从而促进植物开花，而ABA处理能够减少*LFY*::*GUS*的表达（Blázquez等，1998）。ABA能够抑制牵牛（*Pharbitis nil*）开花，但GA能够完全逆转ABA的作用（Wijayanti等，1997）。

但也有研究报道ABA与GA具有相互促进作用。外施SABA与GA的混合物能促进*Cymbidium*开花，并改变氮、磷和钾水平（Zheng等，1998）。在Kamuro等（2001）的研究中也发现SABA与GA的混合物能够诱导菠菜（*Spinacia oleacea*）开花，甚至在短日照条件下。SABA和GA的有效浓度都在1～10 ppm之间。如果单独施加SABA或者GA对开花则几乎没有促进作用（Kamuro等，2001）。

这些研究表明在调控一些生理过程中，ABA和GA可能在同一位点起作用，但作用方式相反，而且调控开花和调控其他生理过程的作用位点可能有所不同，在调控开花途径中其相互作用更为复杂。目前的相关研究大多是在植物生理学方面，其中的分子作用机制知之甚少，这有待于研究的进一步深入。

2 ABA与花芽分化的关系

在植物的开花过程中，花芽分化是非常重要的一个环节。人们除了对植物施加ABA以观察其对植物开花的影响之外，还通过离体培养系统来研究外源ABA浓度变化对花芽分化的影响。

2.1 花芽分化过程中ABA的动态变化

内源激素是调控植物开花的重要内部调节因子。一些研究者检测了花芽形成和分化前后植物体内各种内源激素的变化。10月份柑橘（*Satsuma mandarin*）花芽的形成受$GA_{1/3}$的抑制，在12月份，高含量的生长素（IAA）和ABA增加了无叶花序分生组织的含量以及每节中花芽的数量，因此Koshita等（1999）认为内源IAA和ABA能够影响花芽的发育。Ulger等（2004）检测了丰产年和不产年橄榄树（*Olea ertopaea* L.）在花诱导、起始、分化阶段叶、节和果实中可溶解糖份、矿物质和激素水平的变化。结果显示碳水化合物和矿物质对诱导花的起始可能没有直接的作用，在花诱导和起始阶段高水平的GA_3对花的形成有抑制作用，而高浓度的GA_4、ABA和细胞分裂素（CK）则起促进作用。花诱导和花抑制条件下，ABA的含量不同，因此内源ABA含量可能是影响花芽形成的一个关键因子（Koshita and Takahara，2004）。

Wang等（2002）研究了ABA对蝴蝶兰（*Phalaenopsis hybrida*）开花的影响。他们使用d6-ABA（hexadeuterated abscisic acid）为内部标准，以gas chromatography-mass spectrometry-selected ion monitoring分析蝴蝶兰的休眠芽、叶、根部及花枝（flowering shoot）中的游离态和结合态ABA含量变化。结果认为根及休眠芽内游离态ABA含量的降低与休眠芽的活化及花枝发育有关。

Campos and Kerbary（2004）观察了低温对*Dendrobium*开花诱导的影响以及在这个过程中激素可能所起的作用。将生长两年的*Dendrobium* Second Love放置到12 h光周期25℃（光照）/10℃（黑暗）的环境中培养30 d，检测了分别处

理 15、22、30 d 后，侧芽和叶中各种内源激素水平的变化。在温度周期（thermoperiodic）处理过程中，与 CK 不同，ABA 的含量连续下降，处理 30 d 后，叶中 ABA 的含量只有原来的 1/2，芽中的含量比原来低了 3 倍。这与 Su 等（2002）的研究结果相符，在花起始阶段夜来香（*Polianthes tuberosa*）球茎中内源游离态 ABA 水平显著降低，并佐证了 Wang 等（2002）的观点。

拟南芥 *aba*1 和 *abi*1 突变体在短日照下提早开花（Martinez-Zapater，1994）。*abi*3-4 不论在长日照还是在短日照下都提早开花（Kurup 等，2000）。而拟南芥对 ABA 超敏感的突变体 *HYPONASTIC LEAVES*1（*HYL*1）在短日照下延迟开花，但对生长素与细胞分裂素不太敏感（Lu and Fedoroff，2000）。

以上研究结果表明，内源 ABA 水平的变化对植物的花芽形成与开花时间有一定的影响。

2.2　外源 ABA 浓度变化对花芽分化的影响

尽管在完全没有诱导的情况下，单施 ABA 不能诱导植物开花，但是如果经过轻微的诱导，外施 ABA 能够促进短日照植物如牵牛（Harada 等，1971）、浮萍（*Lemna perpusilla*）（Higham and Smith，1969）、藜（*Chenopodium rubrum*）（Krekule and Kohli，1981）开花。ABA 能够诱导、促进短日照植物牵牛开花，也能抑制其开花。在暗期刚开始时，对牵牛外施一定量的 ABA 能够抑制其开花，而在暗期结束后 12 h 施用 ABA 能促进开花。对牵牛的叶子不论何时施加 ABA 都对开花没有影响，而在茎端施加 ABA 则能促进开花（Takeno and Maeda，1996）。

在营养生长阶段，夜来香球茎的上部施用 5 μg 或 25 μg 的 ABA 将会抑制花的形成，影响植物的高度，尤其是当植物施加 25 μg ABA 时。在花形成阶段，球茎中内源游离态 ABA 的含量急剧下降，与营养阶段相比，在花发育阶段依旧保持低水平。但是在球茎发育中的三个不同的生长阶段，其中的结合态 ABA 的含量没有很明显的变化。这些结果表明球茎组织中游离态 ABA 的显著降低与花的形成和发育有关（Su 等，2002）。这与 Wang 等（2002）的观点一致，用微注射的方法向蝴蝶兰茎中注入 0.1～1 μg ABA，发现有抑制花枝形成的现象，其中以 1 μg ABA 株的表现最为明显。

在植物组织培养中，研究者发现培养基中 ABA 的浓度对一些植物的花芽分化有影响。蓝猪耳（*Torenia fournieri*）营养组织的茎外植体在一般组织培养条件下几乎没有花形成能力，但在培养基中加入 ABA（100 ng/mL）则能够促进花的形成（Tanimoto 等，1985）。将石斛（*Dendrobium candidum*）球茎作离体培养，原球茎在含有 0.3 mg/L NAA 的 MS 继代培养基中，培养 150 d 偶尔观察到少数植株顶端有花芽形成，并能正常开花，频率为 1.5%。原球茎在含有 2 mg/L 6-BA 和 0.5 mg/L NAA 的 MS 培养基中，培养 150 d 观察到有 27% 植株顶部有花芽形成，但如果将原球茎先在 0.5 mg/L ABA 的培养基上预培养 15 d，再转入含有 2 mg/L 6-BA 的 MS 培养基上，培养 150 d，花芽形成率明显提高到 84.4%，并形成各种类型的植株和花型。不同 ABA 浓度对花芽形成有明显的影响，ABA 浓度为 0.5 mg/L 时，效果最佳，随着 ABA 浓度的增加，花芽形成明显受到抑制，花芽形成频率降低，当 ABA 浓度达到 4 mg/L 时，没有花芽形成，植株生长受到抑制。除此之外 ABA 预处理时间对花芽形成也有影响（王光远等，1995）。

3　小结与展望

综上所述，有关 ABA 在植物花发育过程中作用的研究主要取得了以下几个方面的成果：(1) 适当高浓度的 ABA 有利于花芽的分化，低浓度的 ABA 有利于花芽或花枝的发育；(2) 光周期的变化会引起 ABA 积累的变化，光敏色素能够调节 ABA 的降解；(3) ABA 与 FCA 的结合干扰了 FCA 与 FY 的相互作用，从而影响了 *FCA* 和 *FY* 对开花抑制因子 *FLC* 的调控，最终导致植物开花行为的改变。这是关于 ABA 影响植物开花的分子机理的首次研究报道，使这项研究从现象描述、生理活性物质测定提升到内部调控分子机制的揭示，是一个质的飞跃。

根据上述 ABA 与植物花发育的研究进展，认为今后应对以下问题给予足够的重视：(1) 光敏色素能够促进 ABA 的降解，这是否是光周期途径调控植物开花的一个下游事件；(2) *abi*3 *fca*-1 双突变体相对于 *fca*-1 单突变体减弱了对春

化作用的反应 (Chandler等, 2000), 这是否是由于 *ABI*3除了在ABA信号转导途径中起作用外, 还有其他一些功能, 还是由于ABA除了通过 *FCA*影响 *FLC*表达之外, 还可经其他途径作用于春化途径; (3) FCA并不能调控ABA所涉及的所有生理功能, 说明ABA还有其他的受体以及可能的信号途径; (4) GA与ABA在植物的很多生理功能中存在着相互作用, 其背后的分子机理是如何; (5) 筛选突变体寻找更多的有关于ABA信号途径的基因位点; (6) 目前关于ABA的生物合成途径已经比较清楚, 在高等植物中主要是 C_{40} 间接途径, 3个主要的调节酶玉米黄质环氧化酶 (zeaxanthin epoxidase, ZEP)、9-顺-环氧类胡萝卜素双氧酶 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED) 和醛氧化酶 (aldehyde oxidase, AO) 相继被克隆鉴定 (Marin等, 1996; Sekimoto等, 1998; Chernys and Zeevaart, 2000; Thompson等, 2000a; Thompson等, 2000b; Tan等, 2003), 因此可以用分子生物学的方法直接改变植物内源ABA水平, 观察其与开花有关的基因表达量的变化, 试图探索ABA影响植物开花的作用机理。

植物开花一直是植物科学研究中的热点, 随着遗传学和分子生物学的发展, 越来越多的作用机理将会被研究者所揭示, 其中的网络结构也会越来越清晰。如果将植物的开花理解为植物抵御环境因子胁迫, 以保存自身种质资源的一种自我保护行为, 那么作为应急激素和胁迫激素的ABA与植物开花行为之间必定存在有某种联系。同时由于ABA与调节植物成花调控的主要途径之间直接或间接的相互关系, 深入研究ABA作用于植物成花调控的分子机制将会有助于更深入的揭示植物开花的作用机理, 并且具有非常广阔的应用前景。

〔参 考 文 献〕

刘良式, 2002. 植物分子遗传学 [M]. 北京: 科学出版社, 367, 426—434

Amasino RM, 2005. Vernalization and flowering time [J]. *Curr Opin Biotech*, **16**: 154—158

Blázquez MA, Soowal L, Lee I *et al*. 1997. LEAFY expression and flower initiation in *Arabidopsis* [J]. *Development*, **124**: 3835—3844

Blázquez MA, Green R, Nilsson O *et al*. 1998. Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the LEAFY promoter [J]. *Plant Cell*, **10**: 791—800

Campos KO, Kerbary GB, 2004. Thermoperiodic effect on flowering and endogenouse hormonal status in *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. *J Plant Physiol*, **161**: 1385—1387

Chandler J, Martinez-Zapater JM, Dean C, 2000. Mutations causing defects in the biosynthesis and response to gibberellins, abscisic acid and phytochrome B do not inhibit vernalization in *Arabidopsis fca*-1 [J]. *Planta*, **210**: 677—682

Chen TH, Chen FSC, 1988. Relations between photoperiod、temperature、Abscisic acid, and fall dormany inalfalfa (*Medicago stativa*) [J]. *Can J Bot*, **66**: 2491—2498

Chernys JT, Zeevaart JAD, 2000. Characterization of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene family and the regulation of abscisic acid biosyntheses in avocado [J]. *Plant Physiol*, **124**: 343—353

Chong K (种康), Yong WD (雍伟东), Tan KH (谭克辉), 1999. Advances on research of vernalization in higher plants [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **16**: 481—487

Fath A, Bethke P, Lonsdale J *et al*. 2000. Programmed cell death in cereal aleurone [J]. *Plant Mol Biol*, **44**: 255—266

Fellner M, Zhang RC, Pharis RP *et al*. 2001. Reduced de-etiolation of hypocotyls growth in a tomato mutant is associated with hypersensitivity to and high endogenous levels of abscisic acid [J]. *J Exp Bot*, **52**: 725—738

Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD, 2002. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings [J]. *Plant Cell*, **14**: S15—S45

Frey A, Audran C, Marin E *et al*. 1999. Engineering seed dormancy by the modification of zeaxanthin epoxidase gene expression [J]. *Plant Mol Biol*, **39**: 1267—1274

Gilroy S, Jones RL, 1992. Gibberellic acid and ABA coordinately regulate cytoplasmic calcium and secretory activity in barley aleurone protoplasts [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **89**: 3591—3595

Grossmann K, Scheltrup F, Kwiatkowski J *et al*. 1996. Induction of abscisic acid is a common effect of auxin herbicides in susceptible plants [J]. *J Plant Physiol*, **149**: 475—478

Harada H, Bose TK, Cheruel J, 1971. Effects of four growth regulating chemicals on flowering in *Pharbitis nil* [J]. *Z Pflazenphsiol*, **64**: 267—269

Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK *et al*. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity [J]. *Annu Rev Plant Mol Plant Physiol*, **51**: 463—499

Higham BM, Smith H, 1969. The induction of flowering by abscisic acid in *Lemna perpusilla* 6746 [J]. *Life Sci*, **8**: 1061—1065

Jiang MY, Zhang JH, 2004. Abscisic acid and antioxidant defense in plant cells [J]. *Acta Bot Sin*, **46**: 1—9

Kamuro Y, Onwona-Ageman S, Matsui S, 2001. The promotive effect of applying mixtures of (S)-(+)-abscisic acid and gibberellic acid on flowering in long-day plants [J]. *Plant Growth Regul*, **33**: 189—194

Koshita Y, Takahara T, 2004. Effect of water stress on flower-bud forma-

tion and plant hormone content of *Satsuma mandarin* (*Citrus unshiu* Marc .) [J] . *Sci Hortic*, **99**: 301—307

Koshita Y, Takahara T, Ogata T *et al* . 1999 . Involvement of endogenous plant hormones (IAA, ABA, GAs) in leaves and flower bud formation of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc .) [J] . *Sci Hortic*, **79**: 185—194

Kraepiel Y, Rousselin P, Sotta B *et al* . 1994 . Analysis of phytochrome and ABA deficient mutants suggests that ABA degradation is controlled by light in *Nicotiana plumbaginifolia* [J] . *Plant J*, **6**: 665—672

Krekule J, Kohli RK, 1981 . The condition of the apical meristem of seedlings responsive to a promotive effect of abscisic acid on flowering in the short-day plant, *Chenopodium rubrum* [J] . *Pflazenphysiol*, **103**: 45—51

Kurup S, Jones H, Holdsworth M, 2000 . Interactions of the developmental regulator ABI3 with proteins identified from developing *Arabidopsis* seeds [J] . *Plant J*, **21**: 143—155

Leon-Kloosterziel KM, Gil MA, Ruijs GJ *et al* . 1996 . Isolation and characterization of abscisic acid-deficient Arabidopsis mutants at two new loci [J] . *Plant J*, **10**: 655—661

Liu JY, Gilmour SJ, Thomashow MF *et al* . 2002 . Cold signaling associated with vernalization in *Arabidopsis thaliana* does not involve CBF1 or abscisic acid [J] . *Physiol Plant*, **114**: 125—134

Liu T, Zhou ZK, Hu YQ, 2006 . Annual changes of endogenous hormone contents and abnormal flowering of Chinese chestnut (*Castanea mollissimas*) . submitted

Lovegrove A, Hooley R, 2000 . Gibberellin and abscisic acid signaling in aleurone [J] . *Trends Plant Sci*, **5**: 102—110

Lu C , Fedoroff N, 2000 . A mutation on the *Arabidopsis* HYL1 gene encoding a dsRNA binding protein affects response to abscisic acid, auxin and cytokinin [J] . *Plant Cell*, **12**: 2351—2365

Macknight R, Bancroft I, Page T *et al* . 1997 . FCA, a gene controlling flowering time in *Arabidopsis*, encodes a protein containing RNA-binding domains [J] . *Cell*, **89**: 737—745

Marin E, Nussaume L, Quesada A *et al* . 1996 . Molecular identification of zeaxanthin epoxidase of *Nicotiana plumbaginifolia*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana* [J] . *EMBO J*, **15**: 2331—2342

Markarov AM, 2002 . Causes of flowering of long-day potato species under short-day and cold-night conditions [J] . *Russian J Plant Physiol*, **49**: 465—469

Martinez-Zapater JM, 1994 . The transiton to flowering in *Arabidopsis* [A] . In: Meyerowitz EM, Somerville CR, ed, *Arabidopsis* [C] . New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 403—433

Nan R, Carman JG, Salisbury FB, 2002 . Water stress, CO2 and photoperiod influence hormone levels in wheat [J] . *J Plant Physiol*, **159**: 307—312

Qin XQ, Zeevaart JAD, 1999 . The 9-cis-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**: 15354—15361

Qin XQ, Zeevaart JAD, 2002 . Overexpression of a 9-cis-Epoxycarotenoid Dioxygenase gene in *Nicotiana plumbaginigolia* increases abscisic acid and phaseic acid levels and enhances drought tolerance [J] . *Plant Physiol*, **128**: 544—551

Razem FA, El-Kereamy A, Abrams SR *et al* . 2006 . The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor [J] . *Nature*, **439**: 290—294

Rinne P, Saarelainen A, Junttila O, 1994 . Growth cessation and bud dormancy in relation to ABA level in seedlings and coppice shoots of *Betula pubescences* as affected by a short photoperiod, water stress and chilling [J] . *Physiol Plant*, **90**: 451—458

Sekimoto H, Seo M, Kawakami N *et al* . 1998 . Molecular cloning and characterization of aldehyde oxidases in *Arabidopsis thaliana* [J] . *Plant Cell Physiol*, **39**: 433—442

Sharp RE, LeNoble ME, Else MA *et al* . 2000 . Endogenous ABA maintains shoot growth in tomato independently of effects on plant water balance: evidence for an interaction with ethylene [J] . *J Exp Bot*, **51**: 1575—1584

Sheldon CC, Rouse DT, Finnegan EJ *et al* . 2000 . The molecular basis of vernalization: The central role of FLOWERING LOCUS C (FLC) [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, **97**: 3753—3758

Simpson GG, Dean C, 2002 . *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? [J] . *Science*, **296**: 285—289

Simpson GG, Dijkwel DT, Quesada V *et al* . 2003 . FY is an RNA 3′ end-processing factor that interacts with FCA to control the *Arabidopsis* floral transition [J] . *Cell*, **113**: 777—787

Simpson GG, 2004 . The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time [J] . *Curr Opin Plant Biol*, **7**: 570—574

Su WR, Huang KL, Shen RS *et al* . 2002 . Abscisic acid affects floral initiation in *Polianthes tuberose* [J] . *J Plant Physiol*, **159**: 557—559

Sung S, Amasino RM, 2004 . Vernalization and epigenetics: How plants remember winter [J] . *Curr Opin Plant Biol*, **7**: 4—10

Takeno K, Maeda T, 1996 . Abscisic acid both promotes and inhibits photoperiodic flowering of *Pharbitis nil* [J] . *Physiol Plant*, **98**: 467—470

Tan BC, Joseph LM, Deng WT *et al* . 2003 . Molecular characterization of the *Arabidopsis* 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene family [J] . *Plant J*, **35**: 44—56

Tanimoto S, Miyazaki A, Harada H, 1985 . Regulation by abscisic acid of in vitro flower formation in *Torenia* stem segments [J] . *Plant Cell Physiol*, **26**: 675—682

Taylor IB, Burbidge A, Thompson AJ, 2000 . Control of abscisic acid synthesis [J] . *J Exp Bot*, **51**: 1563—1574

Thompson AJ, Jackson AC, Parker R *et al* . 2000a . Abscisic acid biosynthesis in tomato: regulation of zeaxanthin epoxidase and 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase mRNAs by light dark cycles, water stress and abscisic acid [J] . *Plant Mol Biol*, **42**: 833—845

Thompson AJ, Jackson AC, Symonds RC *et al* . 2000b . Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-

production of abscisic acid [J]. *Plant J*, **23**: 363—374

Ulger S, Sonmez S, Karkacier M *et al*. 2004. Determination of endogenous hormones, sugars and mineral nutrition levels during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on flower formation in olive [J]. *Plant Growth Regul*, **42**: 89—95

Wang GY (**王光远**), Liu P (**刘培**), Xu ZH (**许智宏**) *et al*. 1995. Effect of ABA on the in vitro induction of floral buds of *Dendrobium candidum* [J]. *Acta Bot Sin* (**植物学报**), **37**: 374—378

Wang WY, Chen WS, Chen WH *et al*. 2002. Influence of abscisic acid on flowering in *Phalaenopsis hybrida* [J]. *Plant Physiol Biochem*, **40**: 97—100

Weigel D, Alvarez J, Smyth DR *et al*. 1992. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, **69**: 843—859

Weigel D, Nilsson O, 1995. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants [J]. *Nature*, **377**: 495—500

Welling A, Moritz T, Palva ET *et al*. 2002. Independent activation of cold acclimation by low temperature and short photoperiod in hybrid aspen [J]. *Plant Physiol*, **129**: 1633—1641

Wijayanti L, Fujioka S, Kobayashi M *et al*. 1997. Involvement of abscisic acid and indole-3-acetic acid in the flowering of *Pharbitis nil* [J]. *J Plant Growth Regul*, **16**: 115—119

Xiong LM, Zhu JK, 2003. Regulation of abscisic acid biosynthesis [J]. *Plant Physiol*, **133**: 29—36

Zeevaart JAD, 1971. (+)-Abscisic acid content of spinach in relation to photoperiod and water stress [J]. *Plant Physiol*, **48**: 86—90

Zeevaart JAD, 1999. Abscisic acid metabolism and its regulantion [A]. In: Hooykaas PJJ, Hall MAK and Libbenga R, eds, Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones [C]. Elsevier, 189—207

Zhao SY (**赵淑英**), Li GL (**李国兰**), Zheng GP (**郑桂平**) *et al*. 1993. Effect of red light on root generation and level of endogenous ABA in *Coleus* Cutting [J]. *Acta Bot Sin* (**植物学报**), **35** (supplement): 63—65

Zhao ZH (**赵仲华**), Zeng Q (**曾群**), Zhao SQ (**赵淑清**), 2006. The molecular mechanism of vernalization in plants [J]. *Chin Bull Bot* (**植物学通报**), **23**: 60—67

Zheng XS, Kamuro Y, Matsui S, 1998. Effects of combined application of (S)-(+)-abscisic acid and gibberellin A3 an plant growth, flowering and levels of nitrogen, phosphorus and potassium in *Cymbidium* [J]. *J Soc High Tech in Agric*, **10**: 27—33